DOI:10.11931/guihaia.gxzw201806011

茂兰喀斯特森林不同地形部位优势乔木种群的生态位研究

秦随涛，龙翠玲*，吴邦利

（贵州师范大学 地理与环境科学学院， 贵阳 550001）

摘要：物种的生态位特征受到物种间相互作用和对环境适应程度的影响。为了解茂兰喀斯特森林优势乔木种群的生态位特征，对茂兰国家级喀斯特森林自然保护区三种地形(坡地、槽谷、漏斗)进行群落调查，计算三种地形部位优势乔木种群的生态位宽度、生态位重叠等特征。结果表明：不同地形部位的优势乔木种群的生态位宽度 *Bi* 和 *Ba* 值的排列顺序虽稍有差异，但总体上是一致的。轮叶木姜子（*Litsea verticillata*）在坡地、槽谷地形中的生态位宽度较大，其 *Bi*/*Ba* 分别为 0.782/0.416、0.891/0.703；齿叶黄皮（*Clausena dunniana*）在坡地、漏斗地形中有较大的生态位宽度，其 *Bi*/*Ba* 分别为 0.788/0.518、0.963/0.826。生态位重叠值（L_{hi}）最大的是漏斗中的朴树（*Celtis sinensis*）和云贵鹅耳枥（Carpinus pubescens）（0.138），最小的是坡地中的圆叶乌桕（*Triadica rotundifolia*）和巴东荚蒾（*Viburnum henryi*）、黄梨木（*Boniodendron minus*）（0.002）、槽谷中的轮叶木姜子和青冈（Cyclobalanopsis glauca）（0.002）。生态学特性和对生境需求相似的物种，生态位重叠值通常较大，反之则小；物种的生态位宽度较大，则其生态位重叠值亦较大，反之则小。研究表明，三种地形中群落优势种群间的生态位重叠程度较小，茂兰喀斯特森林处于稳定的顶极群落阶段，但群落内种群因环境资源有限而产生的竞争较为激烈，在不同地形生境中的竞争激烈程度表现为漏斗＞槽谷＞坡地，光照的差异是影响各地形部位优势乔木种群天然分布的主要因子。该研究揭示了群落优势种群在不同地形的生态位特征，可为喀斯特森林优势乔木种群的保护提供参考依据。

关键词：喀斯特森林, 不同地形, 优势种群, 生态位, 茂兰

The niche characteristics of dominant tree populations in karst forest at different topography sites in Maolan National Natural Reserve in Guizhou Province

QIN Suitao, LONG Cuiling*, WU Bangli

（*College of Geography and Environmental Sciences, Guizhou Normal University,* Guiyang 550001, China）

Abstract: The niche characteristics of species are influenced by species interactions and environmental adaptation. In order to understand the niche characteristics of dominant tree populations in Karst forest, community investigation was conducted on three topography sites (Hillside, Valley and Funnel) in Maolan National Natural Reserve. Niche characteristics of dominant tree populations at three topography sites were analyzed by niche breadth and niche overlap formula. The results showed that: The niche breadth *Bi* and *Ba* of the dominant tree

---

基金项目：国家自然科学基金（31660107）；贵州省自然科学基金[黔科合 J 字(2012)2280 号]
[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31660107); Natural Science Foundation of Guizhou Province [(2012)2280)]。

作者简介：秦随涛（1994 -），男，贵州施秉人，在读硕士，研究方向为环境生态学，(E-mail)：1764993215@qq.com。

***通讯作者：**龙翠玲，博士，教授，主要从事植被生态学研究，(E-mail)：longcuiling898@163.com。

populations at different topography sites has slightly different, but overall it is consistent. The niche breadth of *Litsea verticillata* in hillside and valley were larger, and it's *Bi* were 0.782, 0.891 and *Ba* were 0.416, 0.703, respectively. The niche breadth of *Clausena dunniana* in hillside and funnel were larger, and it's *Bi* were 0.788, 0.963 and *Ba* were 0.518, 0.826, respectively. The niche overlap between *Celtis sinensis* and *Carpinus pubescens* in funnel was the largest, being 0.138, while those between *Triadica rotundifolia and Viburnum henryi*、*Boniodendron minus* in hillside*, Litsea verticillata* and *Cyclobalanopsis glauca* in valley were the smallest, being 0.002. Despite of niche breadths, in addition, species with similar ecological characteristics and habit requirements often had high degrees of niche overlap, species with different ecological characteristics and habit requirements often had low degrees of niche overlap. Species with wide niche breadth often had high degrees of niche overlap, species with narrow niche breadth often had low degrees of niche overlap. In a word, low degrees of niche overlap of dominant species were found at different topography sites and therefore Maolan Karst forest is in a stable climax community stage. But it suggested fierce interspecies competition among dominant species for limited environmental resources in climax community in the forest. The intensity of competition of dominant species at different topography sites is funnel> valley> hillside, light is the main factor affecting the natural distribution of dominant arbor populations. This paper revealed the niche characteristics of dominant tree populations at different topography sites, and it would provide theoretical basis for the karst forest research of succession and population evolution, and it also could provide reference for the protection of karst forest vegetation resources.

Key words: karst forest, different topography, dominant population, niche, Maolan

生态位是种群生态研究中的核心问题，不仅能够反映种群在所处生态环境中的适应能力与对环境资源的利用能力，还可反映种群在群落或生态系统中所发挥功能和所处位置（冶民生等，2006）。作为评价种间关系和种内关系的重要手段之一，生态位研究在生物多样性及其形成、维持机制（杨利民等，2001）、群落结构与演替（苏志尧等，2003），以及森林资源保护与利用（史小华等，2007）等领域得到广泛运用。目前，学者对处于高寒草甸（魏斌等，2017）、热带（陈瑞国等，2017）、亚热带（胡正华等，2009）和温带森林（刘巍和曹伟，2011）中植物种群生态位进行了深入研究并取得了丰硕的成果，研究对象包括乔木、灌木、草本及藤本植物；有关喀斯特森林植物种群生态位也有见报道，如广西木论铁榄群落优势种群的生态位研究（钟军弟等，2009），茂兰喀斯特森林不同演替阶段优势乔木种群生态位研究（覃弦等，2017）等，但相对而言，对喀斯特森林植物种群生态位的研究较少，因此相关研究亟待加强。

作为一类特殊的亚热带森林生态系统，茂兰喀斯特森林在森林生境、植物区系组成、种群演替更新动态、森林群落性质等方面都与常态地貌上的森林植被有显著不同（周政贤，1987）。目前，学者对茂兰喀斯特森林中植物群落数量特征（刘映良和薛建辉，2005）、种间分离特征（张忠华等，2010）、植物种间联结性（郑振宇和龙翠玲，2014）、树种空间分布格局（张忠华等，2015）等方面开展了大量研究，其工作为深入研究喀斯特地区森林群落特征奠定了基础。茂兰喀斯特森林地形地貌复杂多样，有洼地、漏斗、槽谷等地貌形态，不同地形中土壤、水分、光照等环境因子差异较大，各植物种群在复杂地形与高度异质性的小生境中经过长期的适应，对环境资源的利用情况产生了差异，从而具有不同的生态位。在喀斯特森林中，乔木广泛分布于各种地形中，种类丰富且数量众多，在森林群落演替、种群进化和群落结构稳定等方面具有重要意义。因此，为深入探讨茂兰喀斯特森林主要乔木种群对高异质性生境的适应能力和对环境资源的利用状况的差异，了解其在不同地形群落中所处的

地位，本文以茂兰喀斯特森林优势乔木种群为研究对象，分析其在不同地形中的生态位特征，为茂兰喀斯特森林的合理保护和退化喀斯特森林植被恢复提供参考依据。

1 研究区概况

研究地位于贵州省荔波县黔、桂交界处的茂兰喀斯特森林自然保护区（107° 52′ 10″—108° 05′ 40″ E，25° 09′ 20″ —25° 20′ 50″ N），其东、南面与广西省环江县毗邻，总面积约 20 000hm²，属中亚热带季风湿润气候。该区≥10 ℃的年积温为 5 767.9℃，年平均温 15.3℃，气温年较差 18.3 ℃，生长期 315 d，年降水量 1 752.5mm，年均相对湿度 80%，雨量充沛、湿度大，有利于林木生长发育。茂兰喀斯特森林母岩以石灰岩和白云岩为主。土壤类型主要为黑色石灰土，其有机质、氮、磷等丰富，呈弱碱性。茂兰主要植被类型为常绿落叶阔叶混交林，有少部分针阔混交林。森林内乔木层主要物种为轮叶木姜子（*Litsea verticillata*）、青冈（*Cyclobalanopsis glauca*）、四照花（*Cornus kousa subsp. chinensis*）、狭叶润楠（*Machilus rehderi*）等；灌木层为皱叶海桐（*Pittosporum crispulum*）、裂果卫矛（*Euonymus dielsianus*）、革叶铁榄（*Sinosideroxylon wightianum*）、南天竹（*Nandina domestica*）等。

2 研究方法

2.1 样方设置及群落调查

于 2016 年 6 月植物生长季开展野外群落调查，分别在保护区坡地、槽谷和漏斗三种地形部位的典型地段中设置 20 m×20 m 不连续样地 10 个，共 30 个，总面积 1.2 hm²（朱守谦和魏鲁明，1993）。记录每个样地的海拔高度、坡向、坡度、土壤厚度及覆盖度、水分和光照条件等环境因子。采用常规的群落调查方法(杨允菲和祝廷成，2011），在每个样地中设置 16 个 5 m×5 m 的小样方，调查样方内所有乔、灌木，记录其种名、数量、高度、胸径、冠幅等指标。

表 1 3 种地形部位生境特征

Table. 1 The habitat characteristics of three topographic parts

地形 Terrain	位置 Location	土壤及覆盖度 Soil and coverage	土壤厚度（cm） Soil thickness(cm)	枯枝落叶层厚度(cm) Thickness of litter(cm)	水分条件 Water condition	光照条件 Light condition
坡地 Hillside	坡体中上部 Middle and upper part of slope	黑色石灰土 覆盖度为 40% Black calcareous soil coverage is 40%	低凹处土层厚 1～3 Soil thickness is 1～3 cm in low depression	3～5	差 Poor	好 Good
槽谷 Valley	下坡坡位 Downhill slope position	黑色石灰土 覆盖度为 60% Black calcareous soil coverage is 60%	低凹处土层厚 2～6 Soil thickness is 2～6 cm in low depression	3～7	适中 Moderate	适中 Moderate
漏斗 Funnel	低凹处的负地形 Negative topography of	黑色石灰土 覆盖度为 85% Black calcareous soil	低凹处土层厚 5～20 Soil thickness is 5～20 cm in low	5～10	好（局部地段有积水） Good (there are	差 Poor

depression	coverage is 85%	depression		accumulated water in some areas)

2.2 计测方法

（1）重要值的计算。

重要值=（相对密度+相对显著度+相对频度）/3 （1）

统计坡地（1-10 号样地）、槽谷（11-20 号样地）、漏斗（21-30 号样地）三种地形的群落调查数据，计算种群重要值，根据各种群重要值的排序，确定 14 个种群作为茂兰喀斯特森林三种地形部位中的优势乔木种群，其重要值见表 2。

表 2 不同地形部位优势乔木种群重要值

Table 2 Importance value of dominant tree populations in different topography parts

物种 Species	坡地 Hillside	槽谷 Valley	漏斗 Funnel	Σ
轮叶木姜子 *Litsea verticillata*	35.77	4.61	1.40	41.78
青冈 *Cyclobalanopsis glauca*	3.63	2.47	23.37	29.47
四照花 *Cornus kousa subsp. chinensis*	3.78	10.04	8.09	21.91
狭叶润楠 *Machilus rehderi*	2.30	6.45	7.70	16.45
翅荚香槐 *Cladrastis platycarpa*	6.45	5.20	3.26	14.91
香港四照花 *Cornus hongkongensis*	1.16	9.52	3.75	14.43
巴东荚蒾 *Viburnum henryi*	5.08	4.11	1.16	10.35
香叶树 *Lindera communis*	2.93	4.97	1.70	9.60
云贵鹅耳枥 *Carpinus pubescens*	1.86	4.31	1.73	7.90
黄梨木 *Boniodendron minus*	2.65	1.61	3.56	7.82
齿叶黄皮 *Clausena dunniana*	1.45	2.70	3.60	7.75
朴树 *Celtis sinensis*	0.75	3.18	3.31	7.24
圆叶乌桕 *Triadica rotundifolia*	2.40	1.45	3.31	7.16
柿 *Diospyros kaki*	2.36	2.70	1.98	7.04

（2）生态位宽度。生态位宽度采用 Levins 和 Hurlbert 的生态位宽度计测公式：

Levins 生态位宽度 $$B_i = -\sum_{j=1}^{r} P_{ij} \log P_{ij}$$ （2）

式中，B_i 为种 i 的生态位宽度，P_{ij} 为种 i 对第 j 个资源的利用占它对全部资源利用的频度，即 $P_{ij} = \frac{n_{ij}}{N_i}$，而 $N_i = \sum_{j=1}^{r} n_{ij}$，$n_{ij}$ 为种 i 在资源 j 上的优势度（本文即样方中物种的重要值），r 为资源等级数。上述方程具有值域[0, $\log r$]。

Hurlbert 生态位宽度 $$B_a = \frac{B_i - 1}{r - 1}$$ （3）

式中，$B_i = 1/\sum_{j=1}^{r} P_{ij}^2$，$B_a$ 为生态位宽度，P_{ij} 和 r 的含义同上式，其值域为[0, 1]（刘锦霞等，2007）。

（3）生态位重叠。生态位重叠是指在一定资源序列上，两个物种利用同等级资源而互相重叠的情况，其计测公式为：

$$L_{ih} = B_{(L)i}\sum_{j=1}^{r} P_{ij} \times P_{hj} \quad (4)$$

$$L_{hi} = B_{(L)h}\sum_{j=1}^{r} P_{ij} \times P_{hj} \quad (5)$$

$$B_{(L)i} = 1/(r\sum_{j=1}^{r} P_{ij}^2) \quad (6)$$

式中，L_{ih} 为物种 i 重叠物种 h 的生态位重叠指数；L_{hi} 为物种 h 重叠物种 i 的生态位重叠指数；$B_{(L)}$ 为 Levins 的生态位宽度指数；$B_{(L)i}$ 和 $B_{(L)h}$ 具有值域[1/r, 1]；L_{ih}，L_{hi} 具有值域[0, 1]（胡正华和于明坚，2005）。

3 结果与分析

3.1 生态位宽度

由表 3 中物种生态位宽度 Bi 可知，在坡地中，翅荚香槐（*Cladrastis platycarpa*）、齿叶黄皮（*Clausena dunniana*）和轮叶木姜子具有较大的生态位宽度，分别为 0.847、0.788 和 0.782；在槽谷中，轮叶木姜子、香叶树（*Lindera communis*）和柿（*Diospyros kaki*）具有较大的生态位宽度，分别为 0.891、0.847 和 0.800；在漏斗中，齿叶黄皮、朴树、狭叶润楠和青冈具有较大的生态位宽度，分别为 0.963、0.938、0.904 和 0.895。优势乔木种群在三种地形中的生态位宽度出现差异，这与地形生境特征、种群个体大小、分布数量及生态学特性等方面有关，如轮叶木姜子具有较强的耐干旱贫瘠能力，分布在坡地中的轮叶木姜子个体较大、数量多，在坡地较干旱的环境中对维护群落的稳定具有重要作用。同时作为耐荫树种，在林冠郁闭度较高、水分、土壤和光照良好的槽谷中，轮叶木姜子幼苗能够进行贮备与更新，因而在坡地与槽谷中的生态位宽度较大。处于林冠上层的阳性落叶树种翅荚香槐在林内主要为个体大的成树，只有少量幼苗和幼树，个体数量少且多分布在坡地中，因而在坡地中生态位宽度较大，而在槽谷和漏斗中生态位宽度较小。

表 3 不同地形部位优势乔木种群的生态位宽度

Table. 3 Niche breadth of dominant tree populations in different topography parts

物种 Species	B_i			B_a		
	坡地 Hillside	槽谷 Valley	漏斗 Funnel	坡地 Hillside	槽谷 Valley	漏斗 Funnel
轮叶木姜子 *Litsea verticillata*	0.782	0.891	0.761	0.416	0.703	0.509
青冈 *Cyclobalanopsis glauca*	0.731	0.391	0.895	0.380	0.131	0.669
四照花 *Cornus kousa subsp.chinensis*	0.595	0.634	0.688	0.271	0.275	0.301
狭叶润楠 *Machilus rehderi*	0.767	0.624	0.904	0.398	0.221	0.677
翅荚香槐 *Cladrastis platycarpa*	0.847	0.774	0.546	0.492	0.430	0.146
香港四照花 *Cornus hongkongensis*	0.708	0.415	0.816	0.416	0.148	0.496
巴东荚蒾 *Viburnum henryi*	0.640	0.730	0.657	0.233	0.399	0.341
香叶树 *Lindera communis*	0.595	0.847	0.875	0.174	0.578	0.673
云贵鹅耳枥 *Carpinus pubescens*	0.667	0.775	0.429	0.326	0.447	0.118
黄梨木 *Boniodendron minus*	0.484	0.702	0.596	0.142	0.383	0.253
齿叶黄皮 *Clausena dunniana*	0.788	0.648	0.963	0.518	0.267	0.826
朴树 *Celtis sinensis*	0.538	0.442	0.938	0.176	0.180	0.728
圆叶乌桕 *Triadica rotundifolia*	0.531	0.428	0.770	0.225	0.118	0.315

柿 *Diospyros kaki*	0.694	0.800	0.865	0.351	0.533	0.637

注：B_i 为 Levins 生态位宽度，B_a 为 Hurlbert 生态位宽度。

Note: B_i is Levins niche breath, B_a is Hurlbert niche breath.

3.2 生态位重叠分析

3.2.1 坡地优势种群生态位重叠分析

由表 4 可知，在坡地中，优势乔木种群的生态位重叠值大于等于 0.07 的有 20 对（占总数的 11.0%），大于等于 0.05 的有 51 对（占总数的 28.0%）。在坡地中生态位宽度值较大的翅荚香槐—齿叶黄皮生态位重叠值较高，L_{ih}/L_{hi} 值为 0.053/0.055，生态位宽度值较小的朴树—黄梨木生态位重叠值较低，L_{ih}/L_{hi} 值为 0.005/0.006。翅荚香槐是阳性落叶树种，齿叶黄皮具有喜阳耐荫、耐旱的特性，由于种群间对光资源的竞争，两者在坡地中都多分布于林冠上层，对光照需求强烈而导致生态位重叠；朴树与黄梨木虽均为喜阳耐荫树种，对光照需求强烈，但朴树在坡地中数量少，且主要分布于林冠上层，而黄梨木在坡地中数量多，但主要分布于林冠中下层，种群在林冠产生了垂直分布的差异，彼此生态位发生分离，因而二者在坡地中的竞争并不激烈。

表 4 坡地中优势乔木种群的生态位重叠

Table 4 Niche overlap of dominant tree populations in hillside

物种		L_{ih}													
Species		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	1		0.028	0.024	0.029	0.060	0.058	0.114	0.054	0.040	0.073	0.035	0.008	0.016	0.051
	2	0.026		0.072	0.069	0.036	0.058	0.011	0.017	0.046	0.048	0.055	0.038	0.043	0.010
	3	0.017	0.056		0.025	0.015	0.065	0.022	0.034	0.002	0.005	0.048	0.074	0.024	0.028
	4	0.028	0.071	0.033		0.043	0.045	0.031	0.020	0.060	0.055	0.031	0.027	0.039	0.022
	5	0.068	0.044	0.023	0.050		0.047	0.064	0.030	0.069	0.080	0.053	0.024	0.043	0.071
	6	0.058	0.062	0.090	0.046	0.041		0.077	0.033	0.009	0.018	0.039	0.079	0.030	0.046
L_{hi}	7	0.074	0.007	0.020	0.021	0.036	0.050		0.036	0.015	0.031	0.011	0.006	0.002	0.035
	8	0.029	0.010	0.025	0.011	0.014	0.018	0.030		0.005	0.007	0.009	0.020	0.007	0.060
	9	0.033	0.041	0.003	0.051	0.050	0.008	0.019	0.007		0.082	0.052	0.026	0.076	0.011
	10	0.035	0.025	0.003	0.027	0.034	0.008	0.023	0.006	0.047		0.038	0.005	0.002	0.011
	11	0.042	0.070	0.079	0.038	0.055	0.047	0.020	0.020	0.075	0.094		0.083	0.077	0.035
	12	0.004	0.022	0.056	0.015	0.012	0.043	0.005	0.020	0.017	0.006	0.038		0.056	0.033
	13	0.010	0.030	0.021	0.026	0.024	0.019	0.002	0.008	0.059	0.002	0.041	0.066		0.017
	14	0.045	0.010	0.034	0.020	0.055	0.040	0.046	0.097	0.012	0.020	0.026	0.052	0.023	

注：1. 轮叶木姜子；2. 青冈；3. 四照花；4. 狭叶润楠；5. 翅荚香槐；6. 香港四照花 7. 巴东荚蒾；8. 香叶树；9. 云贵鹅耳枥；10. 黄梨木；11. 齿叶黄皮；12. 朴树；13. 圆叶乌桕；14. 柿。下同。

Note: 1. *Litsea verticillata*; 2. *Cyclobalanopsis glauca*; 3. *Cornus kousa subsp.chinensis*; 4. *Machilus rehderi*; 5. *Cladrastis platycarpa*; 6. *Cornus hongkongensis*; 7. *Viburnum henryi*; 8. *Lindera communis*; 9. *Carpinus pubescens*; 10. *Boniodendron minus*; 11. *Clausena dunniana*; 12. *Celtis sinensis*; 13. *Triadica rotundifolia*; 14. *Diospyros kaki*. The same below.

3.2.2 槽谷优势种群生态位重叠分析

由表 5 可知，在槽谷中，优势乔木种群的生态位重叠值大于等于 0.07 的有 32 对（占总数的 17.6%），大于等于 0.05 的有 64 对（占总数的 35.2%）。轮叶木姜子、香叶树和柿的生态位宽度在槽谷中排前三位，三者之间的生态位重叠值高低各异，其中轮叶木姜子—香叶

树、轮叶木姜子—柿的 L_{ih}/L_{hi} 值分别为 0.055/0.047、0.048/0.038，香叶树—柿的 L_{ih}/L_{hi} 值为 0.075/0.070。生态位宽度值较小的青冈—香港四照花的生态位重叠值也较小，L_{ih}/L_{hi} 值为 0.026/0.028。在槽谷中，林分郁闭度高，种群对光资源的竞争导致轮叶木姜子、香叶树和柿都分布于林冠中下层，对光照需求强，但轮叶木姜子数量少，个体大，香叶树与柿的种群数量多，个体较小，因而轮叶木姜子对香叶树、柿的生态位重叠值较低，而香叶树与柿的生态位重叠值则较高；青冈在槽谷中主要分布在林冠上层，利用上层空间资源，而常绿耐荫树种香港四照花则分布在林冠的中下层，二者在林冠垂直分布上产生了分离，因而生态位重叠值低。

表 5 槽谷中优势乔木种群的生态位重叠

Table 5 Niche overlap of dominant tree populations in valley

物种 Species		L_{ih} 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
L_{hi}	1		0.005	0.089	0.087	0.063	0.066	0.069	0.055	0.045	0.041	0.101	0.016	0.018	0.048
	2	0.002		0.010	0.004	0.023	0.026	0.005	0.040	0.049	0.039	0.015	0.088	0.075	0.035
	3	0.042	0.015		0.012	0.034	0.052	0.030	0.031	0.041	0.026	0.087	0.025	0.006	0.019
	4	0.036	0.005	0.011		0.012	0.010	0.029	0.012	0.014	0.021	0.005	0.005	0.007	0.015
	5	0.042	0.051	0.047	0.020		0.020	0.052	0.064	0.063	0.067	0.053	0.040	0.049	0.068
	6	0.021	0.028	0.035	0.008	0.010		0.022	0.033	0.008	0.031	0.013	0.048	0.046	0.031
	7	0.043	0.011	0.040	0.045	0.049	0.043		0.047	0.049	0.058	0.016	0.015	0.012	0.051
	8	0.047	0.113	0.054	0.024	0.082	0.088	0.063		0.086	0.070	0.049	0.111	0.071	0.075
	9	0.031	0.113	0.059	0.023	0.065	0.017	0.053	0.070		0.057	0.062	0.093	0.055	0.056
	10	0.025	0.079	0.033	0.032	0.061	0.059	0.056	0.050	0.050		0.015	0.073	0.106	0.074
	11	0.047	0.023	0.085	0.006	0.037	0.019	0.012	0.027	0.042	0.011		0.022	0.010	0.015
	12	0.006	0.106	0.019	0.005	0.022	0.054	0.009	0.047	0.048	0.043	0.017		0.085	0.034
	13	0.005	0.072	0.004	0.005	0.021	0.040	0.005	0.024	0.023	0.049	0.006	0.067		0.045
	14	0.038	0.094	0.031	0.029	0.081	0.076	0.065	0.070	0.064	0.097	0.026	0.088	0.127	

3.2.3 漏斗优势种群生态位重叠分析

由表 6 可知，在漏斗中，优势乔木种群的生态位重叠值大于等于 0.07 的有 45 对（占总数的 24.7%），大于等于 0.05 的有 102 对（占总数的 56.0%）。齿叶黄皮、朴树和狭叶润楠的生态位宽度值在漏斗中排前三位，三者之间的生态位重叠值都较大，其中齿叶黄皮—朴树、齿叶黄皮—狭叶润楠的 L_{ih}/L_{hi} 值分别为 0.076/0.068、0.077/0.092，朴树—狭叶润楠的 L_{ih}/L_{hi} 值为 0.060/0.063。生态位宽度值小的翅荚香槐—云贵鹅耳枥生态位重叠值也小，L_{ih}/L_{hi} 值为 0.005/0.004。齿叶黄皮、朴树为喜阳树种，狭叶润楠为耐荫树种，漏斗地形中的光照条件差，三个种群对光照需求强烈且都分布于林冠上层，因而对光因子的竞争最激烈；云贵鹅耳枥分布在林冠中下层，与分布在林冠上层的翅荚香槐生态位发生分离，因而生态位重叠值小。

表 6 漏斗中优势乔木种群的生态位重叠

Table 6 Niche overlap of dominant tree populations in funnel

物种 Species	L_{ih} 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14

L_{hi}	1		0.054	0.075	0.064	0.093	0.058	0.051	0.039	0.033	0.017	0.066	0.038	0.078	0.051
	2	0.068		0.046	0.056	0.031	0.080	0.059	0.055	0.057	0.065	0.073	0.076	0.063	0.068
	3	0.050	0.025		0.055	0.039	0.035	0.040	0.046	0.005	0.017	0.046	0.026	0.020	0.052
	4	0.081	0.057	0.104		0.065	0.078	0.098	0.087	0.050	0.056	0.077	0.060	0.095	0.080
	5	0.039	0.010	0.024	0.021		0.031	0.011	0.021	0.005	0.003	0.019	0.012	0.023	0.020
	6	0.057	0.062	0.051	0.060	0.074		0.041	0.054	0.026	0.024	0.050	0.048	0.050	0.055
	7	0.037	0.034	0.044	0.056	0.019	0.030		0.054	0.016	0.074	0.047	0.033	0.053	0.028
	8	0.049	0.055	0.089	0.087	0.063	0.070	0.094		0.061	0.081	0.068	0.073	0.071	0.085
	9	0.012	0.017	0.003	0.015	0.004	0.010	0.008	0.018		0.041	0.018	0.038	0.025	0.017
	10	0.010	0.030	0.015	0.026	0.004	0.014	0.060	0.038	0.066		0.026	0.046	0.021	0.018
	11	0.099	0.087	0.106	0.092	0.068	0.078	0.097	0.081	0.072	0.067		0.076	0.082	0.083
	12	0.051	0.082	0.054	0.063	0.038	0.066	0.062	0.078	0.138	0.107	0.068		0.067	0.081
	13	0.054	0.034	0.020	0.051	0.038	0.035	0.050	0.039	0.046	0.024	0.037	0.034		0.040
	14	0.062	0.065	0.095	0.075	0.057	0.068	0.046	0.081	0.057	0.036	0.066	0.072	0.071	

综上所述，L_{ih}最大的是坡地中的轮叶木姜子—巴东荚蒾，为0.114，轮叶木姜子与巴东荚蒾都具有喜阳、耐干旱贫瘠的特性，两者都主要分布在光照较好的坡地和槽谷地形的林冠中下层，两者因利用生境因子而产生的竞争较激烈，生态位重叠值大。L_{hi}最大的是漏斗中的朴树—云贵鹅耳枥，为0.138，朴树与云贵鹅耳枥都为喜阳树种，两个种群在漏斗中分布数量较多，但漏斗中的光照最差，因而两者对光照因子的竞争也最为激烈。L_{ih}最小的是坡地中的圆叶乌桕—巴东荚蒾、黄梨木，为0.002。L_{hi}最小的是坡地中的圆叶乌桕—巴东荚蒾、黄梨木和槽谷中的轮叶木姜子—青冈，都为0.002，圆叶乌桕虽为喜阳耐旱树种，但主要分布于光照弱、土层较厚且湿度大的漏斗中，与巴东荚蒾对生境的要求相差太大，两者产生了生态位分离，因而生态位重叠值很低；槽谷中的轮叶木姜子分布于林冠中下层，青冈则分布在林冠上层，二者发生林冠垂直分离，因而生态位重叠值低。总体来看，14 个优势乔木种群在三种地形中生态位重叠值大于等于 0.07 的共有 97 对（占总数的 17.8%），生态位重叠值在 0.002—0.138 之间波动，三种地形中所有的L_{ih}值和L_{hi}值平均为0.043，群落 14 个优势乔木种群在三种地形中的生态位重叠值很低，表明茂兰喀斯特森林群落稳定性较大，已演替到顶极群落阶段。

4 讨论

物种对生境的适应情况和对资源的利用能力可通过生态位宽度表征。在环境资源缺少的条件下，物种的生态位宽度往往较大，才能使种群获得更多的资源，利用环境资源的能力更强，更能适应恶劣的环境（吴友贵等，2016）。坡地中的光照强，但坡度较大，水分及土壤易流失，林内灌木较丰富，乔木主要为成树，适宜耐旱的树木生长，生态位宽度排前三位的翅荚香槐、齿叶黄皮和轮叶木姜子，在坡地中主要为成树，它们都具有较强的耐干旱能力，说明它们能够较好地适应坡地干旱贫瘠的环境。槽谷的生存环境最好，既有适中的光照和水分条件，也有较厚的土壤层，所以乔灌木生长良好，轮叶木姜子、香叶树和柿的生态位宽度在槽谷中排前三位，这可能与三个种群在群落中的数量、分布特点等有关，轮叶木姜子虽然主要分布在坡地中，但生长在槽谷中的数量也较多，而香叶树和柿的幼树则主要分布在槽谷中。漏斗中生存环境较差，主要是光照时间短，低凹地段有积水，土层较厚但粘重，更适合幼苗、幼树和藤本植物生长。在漏斗中，齿叶黄皮、朴树、狭叶润楠和青冈的生态位宽度排前四位，它们都主要以幼苗、幼树的形式生长在漏斗中。从树木生长不同阶段和生态环境综合考虑，认为槽谷是树木最适生境，但对如齿叶黄皮、青冈等喜阳耐荫种群而言，当它们处

于幼苗、幼树阶段时，水分充足、荫蔽的漏斗比较适宜其生长，而当其成长为成树时，光照充足的坡地则更适宜生长。

当两个物种共同利用同一资源或占有某一资源因素（生存空间、食物等）时，就会出现生态位重叠现象（王伯荪等，1995；胡正华和于明坚，2005）。种群的生态位重叠值较大的原因通常是因为它们之间有相近的生态特性或者对生境因子有互补性要求（林思祖等，2002；冶民生等，2006）。物种的生态位宽度与生态位重叠之间的关系复杂，通常具有较大生态位宽度种群的生态位重叠通常也较大，反之则小。如翅荚香槐和齿叶黄皮在坡地中的生态位宽度较大，其在坡地中的生态位重叠值也较高，而生态位宽度较小的朴树与黄梨木间的生态位重叠值则较小。这与赵永华等（2004）对秦岭锐齿栎林种群的生态位研究所得结论相一致。物种的生态位重叠与物种本身的生物生态学特性有关（张俊钦，2005），因此也有生态位宽度较小的种群之间生态位重叠值较高的情况出现，如漏斗中的朴树与云贵鹅耳枥为喜阳耐荫树种，且以幼苗、幼树居多，对土壤养分、光照等资源的需求强烈，故二者间生态位重叠值亦较高。

竞争是在环境资源缺乏且生态位重叠的条件下形成的，生态位重叠与竞争间的关系复杂，环境资源量、供求比和生物对资源需求的满足程度等对二者的关系十分重要（赵永华等，2004）。总体来看，茂兰喀斯特森林中优势乔木种群的生态位重叠值偏低，森林群落稳定性较大，但种间竞争仍较激烈，究其原因，这与喀斯特林内生境恶劣，资源不足有关。通过对茂兰喀斯特森林三种地形优势乔木种群的生态位重叠的分析可以发现，坡地中优势乔木种群的生态位重叠值大于等于 0.05 的有 51 对（占总数的 28.0%），槽谷、漏斗中则分别为 64 对（占总数的 35.2%）和 102 对（占总数的 56.0%），可见种群在不同地形部位生境中的竞争激烈程度为漏斗＞槽谷＞坡地。综合优势乔木种群生长特性、个体大小、生态位重叠及生态环境的探讨，种群在漏斗中竞争最强，槽谷次之，坡地最弱，而光照强度在三种地形的分布为坡地最强，槽谷次之，漏斗最弱，因此认为光照是影响茂兰喀斯特森林优势乔木种群天然分布的主要因子，与影响茂兰喀斯特森林优势灌木种群分布的主要因子相同（秦随涛等，2018）。

参考文献：

CHEN RG, FAN SH, LIU GL, et al, 2017. Niche Characteristics of Dominant Species of Rattan Accompanying Community in Secondary Lowlan Rain Forest in Hainan Island, China[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 37(6): 1226-1233. [陈瑞国，范少辉，刘广路，等，2017. 海南岛次生低地雨林棕榈藤伴生群落优势种生态位研究[J]. 西北植物学报，37(6)：1226-1233.]

HU ZH, QIAN HY, YU MJ, 2009. The niche of dominant species populations in *Castanopsis eyrei* forest in Gutian Mountain National Nature Reserve[J]. Acta Ecol Sin, 29(7): 3670-3677. [胡正华，钱海源，于明坚，2009. 古田山国家级自然保护区甜槠林优势种群生态位[J]. 生态学报，29(7)：3670-3677.]

HU ZH, YU MJ, 2005. Niche characteristics of dominant populations in *Cyclobalanopsis glauca* forest in Gutian Mountain[J]. Chin J Ecol, 24(10): 1159-1162. [胡正华，于明坚，2005. 古田山青冈林优势种群生态位特征[J]. 生态学杂志，24(10)：1159-1162.]

LIU W, CAO W, 2011. Niche characteristics of main plant species in spruce-fir forests in Changbai Mountains[J]. Chin J Ecol, 30(8): 1766-1774. [刘巍，曹伟，2011. 长白山云冷杉群落主要种群生态位特征[J]. 生态学杂志，30(8)：1766-1774.]

LIU YL, XUAN JH, 2005. Quantitative properties of degraded karst forest communities in Maolan mountain area of Guizhou[J]. J Nanjing For Univ(Nat Sci Ed), 29(3): 23-27. [刘映良，薛建辉，2005. 贵州茂兰退化喀斯特森林群落的数量特征[J]. 南京林业大学学报（自然

科学版），29(3)：23-27.]

LIU JX, WU GL, MA T, 2007. Study on niche characteristics of desert plant community in marginal zone of Muui desert[J]. Pratac Sci, 24(12): 9-14. [刘锦霞，武高林，马涛，2007. 毛乌素沙漠边缘荒漠植物群落生态位特征研究[J]. 草业科学，24(12)：9-14.]

LIN SZ, HUANG SG, HONG W, et al, 2002. The characteristics of Multi-dimension niche of dominant populations in Chinese fir and Broad-leaved mixed forest[J]. Acta Ecol Sin, 22(6): 962-968. [林思祖，黄世国，洪伟，等，2002. 杉阔混交林主要种群多维生态位特征[J]. 生态学报，22(6)：962-968.]

QIN X, LONG CL, LI J, 2017. Analysis of ecological niches of dominant arbor populations in different succession stages in the karst forest in Maolan Nature Reserve[J]. J Southwest Univ(Nat Sci Ed), 39(6): 42-49. [覃弦，龙翠玲，李娟，2017. 茂兰喀斯特森林不同演替阶段优势乔木种群生态位研究[J]. 西南大学学报（自然科学版），39(6)：42-49.]

QIN ST, LONG CL, WU BL, 2018. Study on niche of dominant shrub populations in karst forest in Maolan nature reserve, Guizhou province[J]. For Res Manag, (2): 58-64, 90. [秦随涛，龙翠玲，吴邦利，2018. 茂兰喀斯特森林优势灌木种群的生态位研究[J]. 林业资源管理，(2)：58-64，90.]

SHU ZY, WU DR, CHEN BG, 2003. Niche characteristics of dominant populations in natural forest in North Guangdong[J]. Chin J Appl Ecol, 14(1): 25-29. [苏志尧，吴大荣，陈北光，2003. 粤北天然林优势种群生态位研究[J]. 应用生态学报，14(1)：25-29.]

SHI XH, XU XB, ZHANG WH, 2007. Study on the Niche of the Main Populations in *Abies chensiens* community[J]. Bull Bot Res, 27(3): 345-349. [史小华，许晓波，张文辉，2007. 秦岭冷杉群落主要种群生态位研究[J]. 植物研究，27(3)：345-349.]

WEI B, LU N, LI JQ, et al, 2017. Effects of Enclosure on Plant Community Composition and Niche Characteristics in Alpine Meadow[J]. Acta Bot Boreal -Occident Sin, 37(5): 983-991. [魏斌，陆妮，李佳琪，等，2017. 封育对高寒草甸植物群落构成及生态位特征的影响[J]. 西北植物学报，37(5)：983-991.]

WANG BS, LI MG, PENG SL, 1995. Phytopopulology[M]. Guangzhou: Guangdong Higher Education Press,1995, 132-148. [王伯荪，李鸣光，彭少麟，1995. 植物种群学[M]. 广州：广东高等出版社：132-148.]

WU YG, YE ZL, ZHOU RF, et al, 2016. Niche of dominant species populations in an evergreen broad-leaved forest in Baishanzu[J]. Guihaia, 36(2): 186-192. [吴友贵，叶珍林，周荣飞，等，2016. 百山祖常绿阔叶林优势种群的生态位[J]. 广西植物，36(2)：186-192.]

YE MS, GUAN WB, WU B, et al, 2006. Niche characteristics of main shrub populations in the arid valley of the Minjiang River, southwestern China[J]. J Beijing For Univ, 28(1): 7-13. [冶民生，关文彬，吴斌，等，2006. 岷江干旱河谷主要灌木种群生态位研究[J]. 北京林业大学学报，28(1)：7-13.]

YANG LM, ZHOU GS, WANG GH, 2001. Investigating realized niches as a mechanism of species diversity maintenance in a species-rich grassland community[J]. Acta Phytoecol Sin, 25(5): 634-638. [杨利民，周广胜，王国宏，2001. 草地群落物种多样性维持机制的研究 II 物种实现生态位[J]. 植物生态学报，25(5)：634-638.]

YANG YF, ZHU TC, 2011. Plant Ecology(Second Edition)[M]. Beijing: Higher Education Press: 29-31. [杨允菲，祝廷成，2011. 植物生态学(第二版)[M]. 北京：高等教育出版社：29-31.]

ZHAO YH, LEI RD, HE XY, et al, 2004. Niche characteristics of plant populations in *Quercus aliena var. acuteserrata* stands in Qinling Mountains[J]. Chin J Appl Ecol, 15(6): 913-918. [赵

永华，雷瑞德，何兴元，等，2004. 秦岭锐齿栎林种群生态位特征研究[J]. 应用生态学报，15(6)：913-918.]
ZHU SQ, WEI LM, 1993. Studies on structure of Maolan karst forest communities[M] // ZHU SQ. Ecological research on karst forest(Ⅰ). Guiyang: Guizhou Publishing House of Science and Technology: 12-21.［朱守谦，魏鲁明，1993. 茂兰喀斯特森林群落结构研究 // 朱守谦. 喀斯特森林生态研究（I）(M). 贵阳：贵州科技出版社：12-21.］
ZHANG ZH, HU G, NI J, 2010. Interspecific segregation of old-growth Karst forests in Maolan, southwest China[J]. Acta Ecol Sin, 30(9): 2235-2245.［张忠华，胡刚，倪健，2010. 茂兰喀斯特森林群落的种间分离特征[J]. 生态学报，30(9)：2235-2245.］
ZHANG ZH, HU G, NI J, 2015. Spatial distribution patterns and their fractal properties for trees in a subtropical mixed evergreen-deciduous broad-leaved karst forest in Maolan, southwestern China[J]. Acta Ecol Sin, 35(24): 8221-8230.［张忠华，胡刚，倪健，2015. 茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林树种的空间分布格局及其分形特征[J]. 生态学报，35(24)：8221-8230.］
ZHANG JQ, 2005. Main population niche study of *Phoebe bournei* natural forest in Mingxi, Fujian[J]. J of Fujian For Sci and Technol, 32(3):31-35.［张俊钦. 福建明溪闽楠天然林主要种群生态位研究[J]. 福建林业科技，2005，32(3)：31-35.］
ZHENG ZY, LONG CL, 2014. Interspecific association of woody plant species at different topography sites in Maolan karst forest [J]. For Res Manag, (4): 78-84.［郑振宇，龙翠玲，2014. 茂兰喀斯特森林不同地形部位木本植物种间联结性分析[J]. 林业资源管理，(4)：78-84］
ZHOU ZX, 1987. A comprehensive report on the Survey of Maolan Karst Forest[M] // ZHOU ZX. Scientific survey of the Maolan karst forest. Guiyang: Guizhou People's Publishing House: 1-23.［周政贤，1987. 茂兰喀斯特森林科学考察综合报告[M] // 周政贤. 茂兰喀斯特森林科学考察集. 贵阳：贵州人民出版社：1-23.］
ZHONG JD, LI XK, YE D, et al, 2009. Study on niches of dominant populations of Sinosideroxylon pedunculatum community in Mulun National Nature Reserve of Guangxi[J]. J Plant Res Environ, 18(3): 38-43.［钟军弟，李先琨，叶铎，等，2009. 广西木论国家级自然保护区铁榄群落优势种群的生态位研究[J]. 植物资源与环境学报，18(3)：38-43.］